

Capítulo 14

Selección Recurrente para Resistencia Parcial a *Pyricularia grisea* Sacc. en Arroz, en Brasil



Marta Cristina Filippi

*Marta Cristina Filippi y
Anne Sitarama Prabhu*

Investigadores del Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Caixa Postal 179, 74001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

Contenido

Introducción

Población Base e Identificación de la Raza Virulenta

Preparación de la Población para la Selección

Esquemas de Selección Recurrente para Resistencia Parcial

Efecto de la Selección Recurrente para Resistencia Parcial

Consideraciones Generales

Referencias

Introducción

La piricularia, causada por *Pyricularia grisea* (Cooke) Saccardo, es la enfermedad de mayor importancia económica en el arroz de secano en Brasil. La deficiencia hídrica y el rocío por largos periodos provocan alta severidad de la enfermedad, en la región del 'cerrado' brasileño. El manejo integrado de la piricularia es una de las prioridades de la investigación en arroz de secano.

La resistencia del cultivar es el principal componente del manejo integrado de la piricularia, y la estrategia de mejoramiento para la obtención de cultivares con resistencia completa es relativamente sencilla. Desde la implantación de esta estrategia, EMBRAPA-CNPAF la está aplicando y en la década de los 80 liberó, con la colaboración de las empresas estatales de investigación, diversos cultivares de secano, con diferentes grados de resistencia (Guimarães, 1993). Sin embargo, la resistencia de estos cultivares no fue adecuada: aunque en los años iniciales después de la liberación de los cultivares se redujeron las pérdidas por piricularia, la severidad se ha incrementado gradualmente a lo largo de los años.

La resistencia de estos cultivares era completa y posiblemente estaba condicionada por genes mayores. Pero las razas compatibles con esos genes, en general, aumentan en poco tiempo. Por su parte, la resistencia parcial (RP), caracterizada por genes menores y por un tipo de infección susceptible, no cambia con las razas fisiológicas prevalecientes en el campo (Parlevliet y Ommeren, 1988).

El mejoramiento orientado hacia el desarrollo de materiales con RP es una de las estrategias más indicadas para tener un efecto en el manejo de la piricularia. Investigaciones desarrolladas en EMBRAPA-CNPAF han mostrado la existencia de cultivares nativos y tradicionales con diferentes grados de RP (Prabhu y Bedendo, 1991); sin embargo, el grado de RP no es adecuado bajo las condiciones de alta presión de la enfermedad, prevalecientes en el arroz de secano de Brasil.

La complejidad del método de mejoramiento para RP se justifica por la alta variabilidad del patógeno (Filippi y Prabhu, 1987; Ou, 1980). La expresión de esta resistencia también es alterada por las condiciones climáticas y nutricionales. Todos los cultivares poseen uno o más genes mayores de resistencia pero, en el proceso de selección de plantas para RP en el campo, es difícil separar los efectos epistáticos de estos genes.

La herencia de la RP es de naturaleza cuantitativa; la mejor estrategia que se debe adoptar para acumular varios genes con efectos menores es por medio de la selección recurrente (Parlevliet, 1983).

En el presente capítulo se presentan dos esquemas de selección recurrente, cuyo objetivo es la obtención de líneas con RP para las condiciones de secano. Además se discuten los detalles de los criterios utilizados para la selección de plantas con RP, y se presentan los resultados obtenidos hasta el momento con las investigaciones realizadas en EMBRAPA-CNPAF y las posibles dificultades en la selección en el campo.

Población Base e Identificación de la Raza Virulenta

La población base utilizada para desarrollar la RP a piricularia fue la CNA-IRAT-5, la cual se obtuvo mediante la recombinación de 27 progenitores seleccionados a partir de germoplasma nativo y cultivares tradicionales de arroz de secano, según lo descrito por Taillebois y Guimarães (1989). El componente No. 28 de esta población es el mutante de la variedad indica IR36, el cual fue producido por Singh e Ikehashi (1981), y tiene en su genoma el gen recesivo 'ms' que condiciona la esterilidad masculina.

El análisis de la composición de esta población indica que la participación del mutante androestéril es alta, ya que corresponde a un 12.5% del total de los progenitores seleccionados (Taillebois y Guimarães, 1989). Pero los cultivares mejorados y nativos, según Veillet (1993), presentaron una participación elevada, equivalente a un 45.9%.

La elección del aislamiento para la identificación y selección de las plantas con RP, se basó en una serie de inoculaciones; se utilizaron 17 aislamientos monospóricos colectados de cultivares comerciales de arroz de secano de diferentes localidades de la región central de Brasil.

La metodología seguida para identificar el aislamiento de referencia para el estudio fue:

- a. Siembra, en bandejas de plástico, de los 27 progenitores de la población CNA-IRAT 5 y de los cultivares diferenciadores internacionales.
- b. Cuando la tercera hoja emergió completamente, se hizo la

inoculación con una suspensión de esporas, a la concentración de 3×10^5 esporas/ml. El objetivo de las inoculaciones fue identificar una raza virulenta para todos o para la mayoría de los progenitores, o sea, una raza capaz de romper el mayor número de genes de resistencia vertical presentes en la población CNA-IRAT 5.

- c. Después de la inoculación, las plántulas permanecieron bajo elevada humedad y a una temperatura de 28 °C, en promedio.
- d. Dependiendo del nivel de susceptibilidad presentado por el cultivar Shao Tio Tsao, entre los días 7 y 9 se hicieron las evaluaciones.
- e. Partiendo del supuesto de que ya no había más genes mayores de resistencia a ese aislamiento específico, se procedió a estimar la ganancia para la RP, a lo largo de los ciclos de selección recurrente conducidos con la población CNA-IRAT 5.

Entre los 17 aislamientos inoculados se destacaron ECJ2F¹, CG1 y ECJ5P¹-88, cuyos efectos se presentan en la Figura 1. Esos tres aislamientos tuvieron un grado similar de virulencia en todos los progenitores, excepto en el cultivar L 13, en el cual los aislamientos resultaron avirulentos.

El aislamiento ECJ5P¹-88, representante de la raza IB-9, se escogió por ser el más agresivo; es originario de panículas infectadas del cultivar Guaraní, colectadas en Jaciara, Mato Grosso, en 1988 (Filippi et al., 1992). La raza IB-9 es predominante en la región central del Brasil (Filippi y Prabhu, 1987), característica importante para el desarrollo de poblaciones mejoradas con RP para esa región.

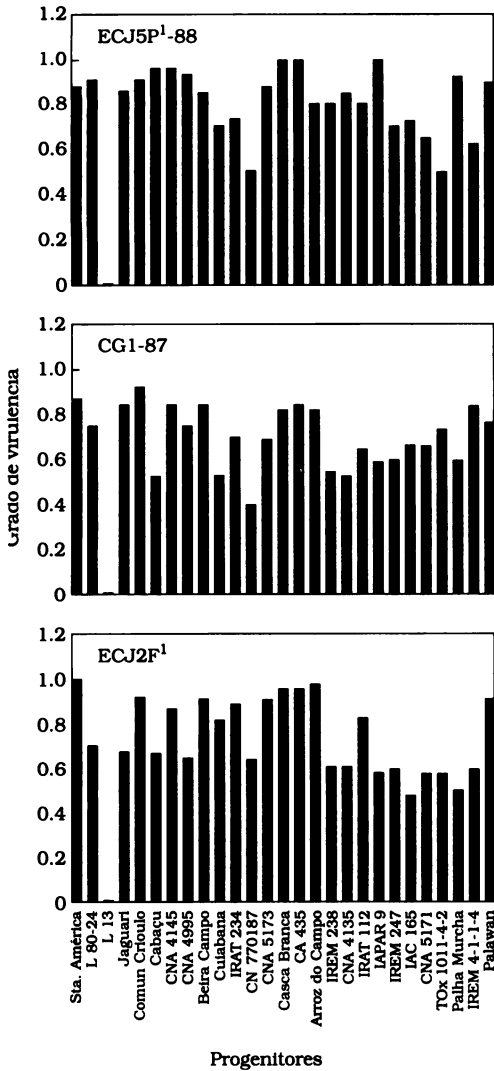


Figura 1. Resultados (severidad) de la inoculación de 27 progenitores con los aislamientos ECJ5P¹-88, CG1-87 y ECJ2F¹.

Preparación de la Población para la Selección

La población CNA-IRAT 5, constituida por 3000 plantas, se sometió a tres inoculaciones artificiales con el aislamiento ECJ5P¹-88, y enseguida

se hizo la selección de plantas con RP. La metodología utilizada consistió en la eliminación de las plantas con reacción de resistencia (R) e hipersensibilidad (RH), y la selección de las plantas con RP, susceptibles (S) y altamente susceptibles (AS). Las tres rondas de evaluación se realizaron con el objetivo de eliminar todos los genes mayores que condicionaban la resistencia a aislamientos diferentes del ECJ5P¹-88.

En la primera inoculación de la población se observaron frecuencias de 225, 335, 50, 54 y 12 plantas, respectivamente, con reacciones del tipo R, RH, RP, S y AS.

Las plantas con reacción del tipo RP, S y AS se recombinaron para la constitución de una nueva población, y con ella se hizo un nuevo ciclo de selección, utilizando el mismo aislamiento y los mismos criterios de selección. Las frecuencias observadas fueron 197, 77, 27, 131 y 121 plantas con reacciones del tipo R, RH, RP, S y AS, respectivamente.

Las plantas seleccionadas se recombinaron y solamente se cosecharon las androestériles, cada una de las cuales representaba una familia. Se evaluaron 107 familias S₁ por su reacción a la piricularia en las hojas, utilizando el mismo aislamiento, en materos bajo condiciones de invernadero, y siguiendo la metodología mencionada anteriormente. La mayoría de las familias presentó reacción altamente susceptible, debido a la alta presión de la enfermedad causada por la inoculación. Las semillas remanentes de las familias que presentaron reacciones RP, S y AS se recombinaron para originar la nueva población, nombrada CNA-IRAT 9.

Esquemas de Selección Recurrente para Resistencia Parcial

En este proyecto se utilizaron dos esquemas de selección recurrente, uno conducido bajo condiciones de invernadero y otro en el campo experimental.

El esquema utilizado en el invernadero está descrito en la Figura 2. Su objetivo fue seleccionar las plantas con RP, caracterizada por lesiones de bordes marrón rojizos, forma elíptica y centro grisáceo. En este esquema se evaluó la población inicial (P_0), CNA-IRAT 9, representada por una muestra de 3000 plantas, las cuales se inocularon con el aislamiento ECJ5P¹-88. Las plantas con reacción de resistencia y alta susceptibilidad se eliminaron, y se constituyó la primera población mejorada (P_1) por la recombinación de plantas RP seleccionadas. La misma metodología se utilizó para la obtención de las poblaciones P_2 , P_3 , P_4 y P_5 originarias de los ciclos siguientes.

En el esquema de campo, que se presenta en la Figura 3, familias S_2 originarias de las plantas fértiles de la población CNA-IRAT-9 se sembraron en surcos de 2.0 m, en 1990/91. Quince días antes de la siembra de las familias S_2 , se estableció el esparcidor del inóculo, con una mezcla de cultivares susceptibles, y se inoculó con el aislamiento ECJ5P¹-88. Para la evaluación de piricularia en las hojas se utilizó una escala de cinco grados (1, 3, 5, 7 y 9); en esta escala, el Grado 3 representa la reacción tipo RP, con pocas lesiones esporulativas del Tipo 4 en la escala de 0 a 9 grados del Sistema de Evaluación Estándar para Arroz (IRRI, 1988). Se seleccionaron 61 familias S_2 , cuyas semillas remanentes fueron recombinadas para la constitución de una nueva población (para el Ciclo 2).

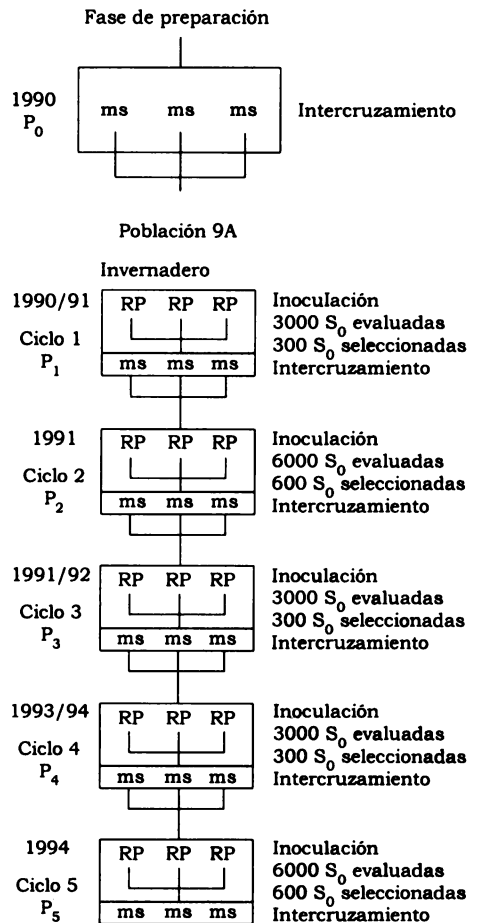


Figura 2. Esquema de la selección recurrente aplicada bajo condiciones de invernadero.

En el segundo ciclo se seleccionaron, solamente con base en el ideotipo de las plantas, 300 plantas fértiles entre las 4000 sembradas. Estas se avanzaron en progenies para la evaluación en el campo y la selección de las más resistentes a piricularia en las hojas. También se sembraron los progenitores de la población y se utilizaron como parámetros de comparación. La metodología utilizada fue similar a la descrita anteriormente. Entre las 300 progenies, solamente 60 fueron seleccionadas para iniciar el Ciclo 3.

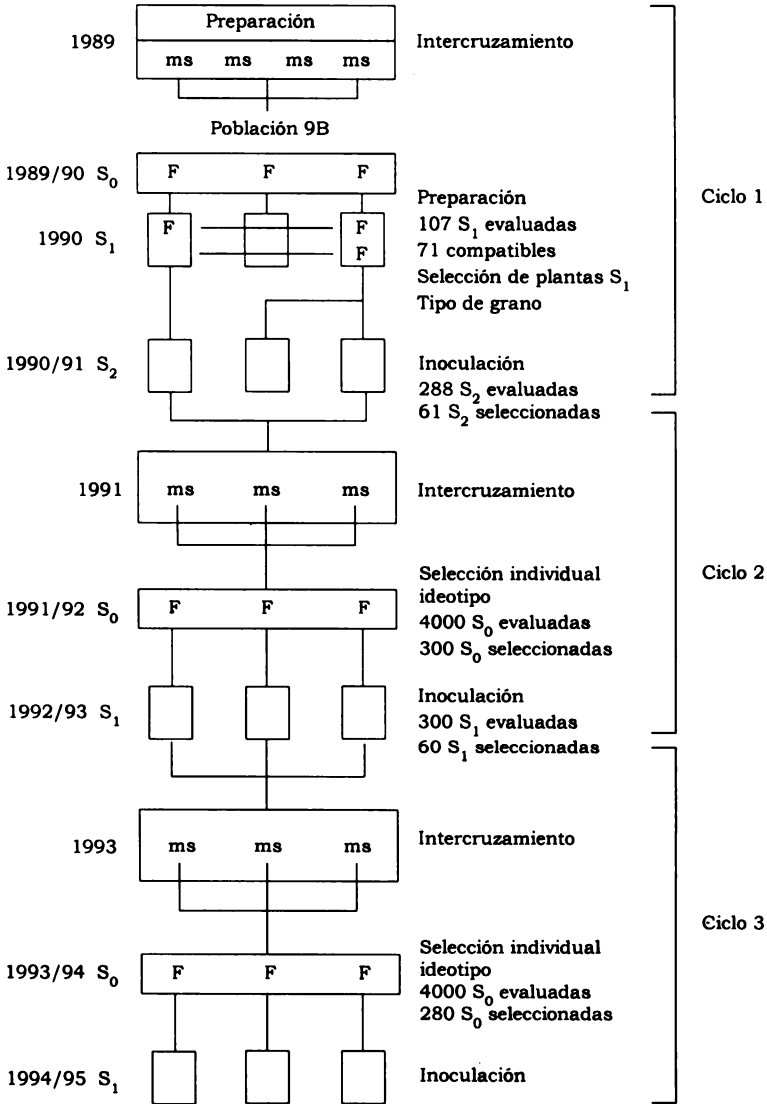


Figura 3. Esquema de la selección recurrente aplicada en familias (F), bajo condiciones de campo.

Para la composición de la nueva población, se sembraron semillas remanentes de las 60 plantas, y se recombinaron dos veces; en la primera de ellas se escogieron solamente plantas androestériles y en la segunda se seleccionaron 280 plantas, sobre la base del tipo de la

planta y del grano. Esas 280 plantas serán sembradas en familias bajo condiciones de invernadero. Las familias serán evaluadas con la misma raza virulenta (ECJ5P¹-88), con el objeto de identificar y seleccionar familias con RP bajo esas condiciones.

Efecto de la Selección Recurrente para Resistencia Parcial

Los cuatro ciclos de selección recurrente desarrollados utilizando el esquema de invernadero (Figura 2) se compararon en cuanto a la eficiencia de la selección bajo condiciones controladas de invernadero y en condiciones naturales de infección en el campo (Filippi et al., 1994a y 1994b).

Para la evaluación de esa eficiencia en el invernadero, los cuatro ciclos de selección se inocularon simultáneamente con el aislamiento virulento ECJ5P¹-88. En el campo, los mismos materiales se expusieron a las razas prevaletentes en la región. No hubo inoculación artificial.

Para las evaluaciones de piricularia en las hojas, tanto en condiciones de campo como en invernadero, se utilizó la siguiente escala: 1 = plantas inmunes o con reacción de hipersensibilidad, con puntuaciones necróticas; 3 = pequeñas lesiones redondeadas o de forma elíptica, diseminadas, esporulativas y con bordes de color marrón; 5 = varias lesiones típicas de forma irregular y esporulativas, coloración verdosa y sin bordes definidos; 7 = muchas lesiones de forma irregular y esporulativas, que se

unen rápidamente, coloración verdosa y sin bordes definidos; y 9 = muchas lesiones unidas, de forma irregular, que dan como resultado la muerte del tejido. Es necesario destacar que, en esta escala, el Grado 1 representa la RV y el 3 la RP.

Los parámetros heredabilidad y ganancia genética se estimaron según lo propuesto por Carson y Carson (1989). Cabe resaltar que si no hay efectos aditivos para el carácter que se va a evaluar, no es necesario desarrollar poblaciones promisorias para líneas puras (Gallais, 1993).

Los resultados de las evaluaciones realizadas en el invernadero y en el campo se presentan en los Cuadros 1 y 2. Se puede observar que en los ciclos más avanzados hubo una reducción en la severidad de la enfermedad, en comparación con la población inicial. La ganancia genética también fue considerable ($\Delta G = 0.71$) en el Ciclo 4. La heredabilidad obtenida evidenció que 42% de la variación fenotípica es consecuencia de la variación genética en este ciclo. La segregación para RV en los ciclos avanzados, indicada por el Grado 1, aumentó al mismo tiempo que para RP, representada por el Grado 3 (datos no presentados). Este fenómeno se puede explicar por la naturaleza específica de la RP (Grado 3), en las plantas seleccionadas y recombinadas, en los diferentes ciclos.

Cuadro 1. Medias de piricularia en las hojas, heredabilidad y ganancia genética observadas en las poblaciones evaluadas en invernadero con la raza IB-9.

| Población | Parámetro ^a | | | | |
|----------------|------------------------|-------|------------|-------|-------|
| | \bar{X} | h^2 | ΔG | RV% | RP% |
| P ₀ | 4.98 | | | 2.49 | 23.38 |
| P ₁ | 4.90 | 0.04 | 0.08 | 4.88 | 28.66 |
| P ₂ | 4.44 | 0.21 | 0.46 | 6.07 | 39.25 |
| P ₄ | 3.73 | 0.42 | 0.71 | 14.88 | 50.00 |

a. \bar{X} = media de piricularia en las hojas; h^2 = heredabilidad observada; ΔG = ganancia genética; RV% = porcentaje de plantas con resistencia vertical; RP% = porcentaje de plantas que muestran resistencia parcial.

Cuadro 2. Media de pircularia en las hojas, coeficiente de variación fenotípica, heredabilidad observada y respuesta a la selección, en las poblaciones avanzadas en invernadero y evaluadas en el campo.

| Población | Parámetro ^a | | | Respuesta a la selección | |
|----------------|------------------------|---------------------|----------------|--------------------------|-----------|
| | \bar{X} ^b | CV _p (%) | h ² | Anual | Acumulada |
| P ₀ | 7.31 a | 21.66 | - | - | - |
| P ₁ | 6.61 ab | 24.94 | 0.17 | 9.57 | 9.57 |
| P ₂ | 5.69 bc | 32.65 | 0.26 | 12.58 | 22.15 |
| P ₄ | 5.26 c | 30.51 | 0.16 | 28.04 | 50.19 |

a. \bar{X} = Media de pircularia en las hojas; CV_p(%) = porcentaje del coeficiente de variación fenotípica; h² = heredabilidad observada.

b. Las medias seguidas de la misma letra no difieren significativamente al nivel de 5% de probabilidad por la prueba de Tukey.

La naturaleza genética específica de la RP fue demostrada por diversos autores. La infección intermedia, caracterizada por la presencia de lesiones pequeñas y esporulativas, puede ocurrir debido a la presencia de genes mayores con efecto incompleto, que se comportan como RP cuando están en ambientes no favorables (Roumen, 1992; Bonman et al., 1989; Ezuka, 1972; Yunoki et al., 1970).

En el Cuadro 2 se presentan los resultados obtenidos en las evaluaciones realizadas en el campo (en condiciones naturales), utilizando el mismo material. Se observan resultados similares a aquellos obtenidos en el invernadero, en cuanto a la respuesta a la selección. Vale la pena enfatizar que también en estas condiciones hubo un incremento de la variación genética.

Consideraciones Generales

Teniendo en cuenta los 20 años de investigación desarrollada con el apoyo de una red nacional de ensayos, se verificó que los progresos en el incremento del grado de resistencia de los cultivares a la pircularia y en la productividad del cultivo del arroz fueron limitados. Eso se puede atribuir al número limitado de cruzamientos y a las

dificultades para asociar todos los factores favorables en un genoma único.

La disponibilidad de la androesterilidad en el arroz facilitó el policruzamiento y la adopción de los métodos de selección recurrente para el mejoramiento de población para características como la RP. La población mejorada se puede utilizar como fuente de progenitores con resistencia, y las familias provenientes de estas poblaciones como cultivares (Kervella et al., 1991).

Los resultados obtenidos con cuatro ciclos de selección recurrente para RP señalan perspectivas promisorias y permiten complementar los métodos tradicionales de mejoramiento para resistencia a la pircularia.

Cuando se adopta un criterio de selección apropiado, el grado de RP en las poblaciones se incrementa ciclo tras ciclo. El bajo número de lesiones Grado 4 (esporulativas), considerado como criterio de selección para RP, mostró resultados satisfactorios en este estudio. En ausencia de genes mayores en la población de la planta y cuando la población del patógeno está bien definida, es posible aumentar la eficiencia de la selección recurrente utilizando este criterio.

La presión de selección debe ser uniforme y alta para eliminar plantas altamente susceptibles o con reacción de hipersensibilidad. En condiciones de inoculación artificial se deben mantener controles apropiados, hechos con cultivares que presentan alto grado de RP y alta susceptibilidad.

La RP en el campo no se puede evaluar con precisión y está sujeta a la interacción genotipo por ambiente. Por esta razón, se recomienda que las evaluaciones sean realizadas en los más diferentes ambientes en que el arroz esté sembrado (Bonman, 1992). En Brasil es difícil establecer un aislamiento como patógeno (raza) dominante, porque en todas las áreas experimentales hay presencia de poblaciones diversas del patógeno. Además de eso, en el campo se puede confundir la RP con los efectos de genes mayores presentes en la población, cuando aún son efectivos contra las razas prevalecientes.

De los resultados obtenidos en este estudio se destacan tres: 1) en la población se encontró la variabilidad necesaria para RP; 2) la presión de selección bajo condiciones controladas fue uniforme y alta; y 3) la selección para RP en las poblaciones viene presentando una tendencia hacia el incremento del porcentaje de plantas con resistencia vertical.

Igualmente conviene resaltar los siguientes puntos, considerando la experiencia adquirida en este trabajo:

1. Los resultados obtenidos fueron claros cuando se empleó la selección recurrente para RP, bajo condiciones controladas de invernadero, y se evitó el efecto epistático de los genes mayores; éstos enmascaran los resultados obtenidos bajo condiciones de infestación natural en los campos experimentales.

2. La elección de un aislamiento o raza virulenta a todos los progenitores de la población, y la seguridad de que ésta es predominante en la región, desempeñan un papel importante en el éxito de la metodología.
3. Las condiciones de inoculación deben ser favorables para permitir una infección uniforme y evitar un alto porcentaje de escape. Sin embargo, si la presión es muy alta hay la posibilidad de eliminar un mayor número de plantas que podrían expresar la RP a un nivel más bajo de presión. Ese problema se puede minimizar mediante la inclusión de un testigo con alto grado de RP al aislamiento en prueba.
4. El buen criterio en la elección de los progenitores refleja el posible progreso que se puede alcanzar, ya que una población mejorada en su RP no garantiza la acumulación de genes para otras características bióticas o abióticas.
5. En cada esquema presentado anteriormente, el tiempo necesario para finalizar un ciclo es un factor importante. En las poblaciones que se desarrollaron bajo condiciones controladas se hizo la selección para los dos sexos (plantas fértiles y androestériles), lo que aumentó considerablemente la ganancia genética por ciclo, en comparación con el otro esquema.

Aún son pocas las informaciones disponibles en cuanto a la expresión de la RP evaluada en diversas localidades. Si la presión de pyricularia es alta, existe la tendencia a eliminar las plantas con RP, y si es baja la frecuencia de escapes es mayor, principalmente cuando los

critérios de selección que se utilizan consideran pocas lesiones (infección grado 4). Se sugiere que en los futuros estudios se investigue un sistema alternativo para la evaluación de piricularia en las panículas y las hojas. Las poblaciones desarrolladas en un sitio posiblemente no sean estables en otra localidad, a menos que en esta localidad predomine una raza diferente de aquella utilizada en el proceso de selección recurrente.

El mejoramiento simultáneo de poblaciones con dos o más características complejas es difícil. En el campo, la selección simultánea para todas las características, además de llevar mucho tiempo, puede no ofrecer resultados para RP. Para minimizar tal problema, se debe crear una serie de subpoblaciones dentro de la población mejorada para RP y evaluarlas en diferentes localidades para otras características agronómicas, inclusive para piricularia en las panículas.

El desarrollo de poblaciones con características agronómicas múltiples, sin adicionar los componentes de RP a la piricularia, imposibilita el aumento del techo en la productividad. Una propuesta para la utilización de la selección recurrente debería concentrarse en la elección de progenitores portadores de todas o casi todas las características agronómicas a niveles ideales, y mucha variabilidad para el grado de RP. Para evitar la introducción de caracteres indeseables, se debe introducir el gen de androesterilidad en uno de los progenitores adaptados a las condiciones para las cuales se está desarrollando la población.

La durabilidad de la RP no se puede medir en el proceso de selección; de esta manera, se debe estudiar en el futuro el valor de las líneas derivadas de poblaciones como fuentes de RP.

Referencias

- Bonman, J. M. 1992. Durable resistance to rice blast disease environmental influences. *Euphytica* 63:115-123.
- _____; Bandong, J. M.; Lee, Y. H.; Lee, E. J.; y Valent, B. 1989. Race specific partial resistance to blast in temperate japonica rice cultivars. *Plant Dis.* 73:496-499.
- Carson, D. S. y Carson, J. M. 1989. Breeding for resistance in forest trees: A quantitative genetic approach. *Annu. Rev. Phytopathol.* 27:373-395.
- Euzúka, A. 1972. Field resistance of rice varieties to blast disease. *Rev. Plant Prot. Res.* 5:1-21.
- Filippi, M. C. y Prabhu, A. S. 1987. Quantificação de resistência parcial a brusone em cultivares de arroz de sequeiro. En: Reunión Nacional de Pesquisa de Arroz, 1987, Goiânia, Brasil. Documento 19. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA-CNPAP). 57 p.
- _____; _____; Neves, P. C. F.; y Notteghem, J. L. 1994a. Eficiência da seleção recorrente sobre a resistência parcial a brusone em arroz de sequeiro. *Fitopatol. Bras. (Suplemento)* 19:279.
- _____; Neves, P. C. F.; Notteghem, J. L.; y Prabhu, A. S. 1994b. Recurrent selection or partial resistance to leaf blast in upland rice. En: Reunión Internacional de Arroz para a América Latina e para o Caribe. Marzo, 1994. Goiânia, Brasil.
- _____; Veillet, S.; y Prabhu, A. S. 1992. Avaliação de populações recorrentes para resistência parcial a brusone em arroz de sequeiro. *Fitopatol. Bras.* 17:200.
- Gallais, A. 1993. Efficiency of recurrent selection methods to improve the line value of a population. *Plant Breeding* 111:31-41.
- Guimarães, E. 1993. Brazilian upland rice breeding network: Varietal release, time span, and yield increase. *Int. Rice Res. Notes* 18(4):20-21.
- IRRI (International Rice Research Institute). 1988. *Standard evaluation system for rice*. 3a ed. Manila, Filipinas. 54 p.

- Kervella, J.; Goldringer, I.; y Brabant, P. 1991. Sélection récurrente chez les autogames pour l'amélioration des variétés lignées pures: Une revue bibliographique. *Agronomie* 11:335-352.
- Ou, S. H. 1980. Pathogen variability and host resistance in rice blast disease. *Annu. Rev. Phytopathol.* 18:167-187.
- Parlevliet, J. E. 1983. Durable resistance in self-fertilization annuals. En: Lamberti, F.; Waller, J. M.; y Graaff, N. A. van der (eds.). *Durable resistance in crops*. Plenum, Nueva York. p. 347-362.
- _____ y Ommeren, A. van. 1988. Accumulation of partial resistance in barley to barley leaf rust and powdery mildew through recurrent selection against susceptibility. *Euphytica* 37:261-274.
- Prabhu, A. S. y Bedendo, I. P. 1991. Avaliação de resistência horizontal à brusone em cultivares de arroz. *Fitopatol. Bras.* 16(1):34-39.
- Roumen, E. C. 1992. Small differential interaction for partial resistance in rice cultivar to virulent isolates of the blast pathogen. *Euphytica* 64:143-148.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. J. 1981. Monogenic male-sterility in rice: induction, identification, and inheritance. *Crop Sci.* 21:286-289.
- Taillebois, J. y Guimarães, E. P. 1989. CNA-IRAT 5 upland rice population. *Int. Rice Res. Notes* 14:3.
- Veillet, S. 1993. Organization of the genetic variability and recurrent selection in rice (*Oryza sativa* L.). Tesis Ph.D. Institut National Agronomique, Paris. 132 p.
- Yunoki, T.; Ezuka, A.; Morinaka, T.; Sakurai, H. E.; y Toriyama, K. 1970. Studies on the varietal resistance to rice blast, 4: Variation of field resistance to fungus strains. *Bull. Chukogre Agric. Exp.* 6:21-45.